麦红吸浆虫不同滞育期四种糖代谢酶活力分析

成卫宁, 李修炼, 李怡萍, 李建军, 仵均祥*

(西北农林科技大学植物保护学院,植保资源与病虫害治理教育部重点实验室,陕西杨凌 712100)

摘要: 海藻糖是麦红吸浆虫 *Sitodiplosis mosellana* (Gehin)滞育期间储藏能量的主要物质,为弄清其在滞育期的积累机理,本文测定了麦红吸浆虫滞育前后和滞育期糖原磷酸化酶(Gpase)、己糖激酶(HK)、磷酸果糖激酶(PFK)和醛缩酶(ALD)这4种糖代谢酶活力的变化。结果表明:麦红吸浆虫滞育前后这些糖代谢酶活力明显不同,滞育后Gpase活力显著提高,糖酵解有关酶HK,PFK和ALD活力降低;滞育解除后,Gpase活力降低,HK,PFK和ALD活力升高。滞育期间,4种糖代谢酶的活力均与滞育发育有关;同时Gpase和PFK的活力也与环境温度有关,即夏、冬季高于春、秋季;同期不同滞育状态幼虫比较,裸露幼虫HK,PFK和ALD活力总是略高于结茧幼虫,Gpase则相反。滞育当年与第2年同期幼虫4种糖代谢酶的活力无显著差异。

关键词: 麦红吸浆虫; 滞育; 海藻糖; 糖代谢酶; 酶活力

中图分类号: Q966; S435.122^{+}.2 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2009)02-133-07

Activities of four sugar metabolic enzymes in *Sitodiplosis mosellana* (Gehin) (Diptera: Cecidomyiidae) larvae at different diapause stages

CHENG Wei-Ning, LI Xiu-Lian, LI Yi-Ping, LI Jian-Jun, WU Jun-Xiang* (Key Laboratory of Plant Protection Resources and Pest Management of the Ministry of Education, College of Plant Protection, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: In order to reveal the accumulation mechanism of trehalose, a main chemical substance to maintain diapause of *Sitodiplosis mosellana* (Gehin), we measured the activities of four sugar metabolic enzymes including glycogen phosphorylase (Gpase), hexokinase (HK), phosphofructokinase (PFK) and aldolase (ALD) in pre-diapause, diapause and post-diapause larvae of *S. mosellana* by using testing kits. The results indicated that activities of these sugar metabolic enzymes were obviously different at various diapause stages of *S. mosellana* larvae. Gpase activity was increased significantly, while activities of glycolysis enzymes (HK, ALK and PFK) were decreased significantly after entering diapause. Gpase activity was decreased, while activities of glycolysis enzymes were increased after diapause termination. Activities of four enzymes were all related with developmental status of diapause larvae during diapause. Gpase and PFK were also influenced by environmental temperature, namely, activities of Gpase and PFK were higher in summer and winter than those in spring and autumn. At the same diapause stage, activities of HK, PFK and ALK of non-cocooned larvae were higher than those of cocooned larvae. On the contrary, Gpase activity of non-cocooned larvae was lower than that of cocooned larvae. No obvious difference in four metabolic enzyme activities was found between the 1st and 2nd year diapause larvae.

Key words: *Sitodiplosis mosellana*; diapause; trehalose; sugar metabolic enzymes; enzyme activity

滞育是昆虫抵御不良环境,延续种族发展的重要生态对策。滞育昆虫为了顺利地度过不良环境,一般在滞育前积累较多的低分子量糖和多元醇,如海藻糖、山梨醇和甘油等。研究表明,家蚕 *Bombyx mori* 在滞育激素的作用下,成虫血淋巴中海藻糖水平下降,卵巢内糖原含量增加;进入滞育后,糖原转化为山梨醇和甘油并在整个滞育期维持较高水平,以适应滞育期间低水平的能量代谢和严寒等不良环境;滞育终止时,山梨醇和甘油又重新转化为糖原,供给发育的胚作为能源(Yaginuma and Yamashita,

基金项目: 教育部科学技术研究重点项目(105165);国家自然科学基金项目(30370936)

作者简介: 成卫宁,1967年生,博士,副教授,主要从事害虫综合治理技术研究, Tel.: 13572835609; E-mail: cwning@126.com

*通讯作者 Author for correspondence, E-mail: junxw@nwsuaf.edu.cn

收稿日期 Received: 2008-08-27; 接受日期 Accepted: 2008-12-17

1979; Niimi and Yaginuma, 1992)。苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* (Khani *et al*., 2007)和鞭角华扁叶蜂 *Chinolyda flagellicornis*(王满囷和李周直, 2002)滞育虫体海藻糖含量及二化螟 *Chilo suppressal* (Li *et al*., 2002)和一种实蝇 *Eurosta solidaginis*(Joanisse and Storey, 1994)滞育虫体甘油含量均明显高于非滞育虫体。滞育虫体内这些低分子量的糖或多元醇是在一定的条件下,通过诱导和调节体内一系列中间代谢有关的酶,降解脂肪体内所储存的糖元合成的,它们可能通过保护生物膜结构的完整性和细胞器功能的整体性而发挥重要的作用(Rojas *et al*., 1994a, 1994b),因此了解这些酶的变化非常重要。

麦红吸浆虫 *Sitodiplosis mosellana*(Gehin)是北半球小麦生产中的重要害虫(Chen and Ni, 1998)。一年发生1代,小麦抽穗期成虫盛发并产卵于麦穗外颖背上方,幼虫孵化后从内外颖缝隙侵入,为害正在灌浆的小麦籽粒;小麦黄熟期幼虫老熟后脱离麦穗落入土中,结茧或以裸露状态越夏、越冬,直至翌年春季恢复活动、化蛹、羽化;但也有部分幼虫于当年秋季化蛹羽化,或翌年春季仍不活动,在土壤中持续多年,或活动后再次进入滞育(Barnes, 1952; 胡木林和张克斌, 1995; 仵均祥等, 2004a)。由此可见,麦红吸浆虫是一种具有典型滞育多态性的昆虫。仵均祥等(2004b)研究表明,麦红吸浆虫滞育虫体海藻糖含量明显高于非滞育虫体,即海藻糖是其滞育期间重要的储藏物质。

关于滞育昆虫的生态适应机制已有较多的研究报道,但对滞育昆虫的生理适应机制,尤其是对参与滞育能量储藏物质合成的中间代谢途径有关酶的研究甚少。本文首次报道麦红吸浆虫滞育发生和解除过程中参与或影响海藻糖合成代谢有关的酶——糖原磷酸化酶(Gpase)、已糖激酶(HK)、磷酸果糖激酶(PFK)和醛缩酶(ALD)的活力变化,为进一步研究该虫滞育的生理生化机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试虫来源

2006年5月小麦黄熟期,在河南省濮阳县大量采集感虫麦穗,带回校内养虫圃中(此时采集部分麦穗老熟幼虫,作滞育前幼虫样本),让老熟幼虫自然落土进入滞育,然后于入土后1个月(2006-06-26)、夏季(2006-08-05; 2007-08-05)、秋季(2006-09-25)、初冬(2006-11-10; 2007-11-10)、严冬(2006-12-30; 2007-12-30)、翌年滞育解除前夕(2007-02-25)、开始解除滞育及滞育解除后不同发育阶段(2007-03-09; 2007-03-19; 2007-03-28)、由于环境不适进入二次滞育的初期(2007-04-18; 2007-05-15)分别进行采集,获得不同时期的麦红吸浆虫幼虫,其中同时期的裸露幼虫和结茧幼虫(结茧幼虫外观圆形,被一层丝腺分泌物形成的茧;裸露幼虫纺锤形,外无茧包被)分开放置,置 -80℃保存备用。养虫圃中土壤类型为娄土,通透性良好,pH 7.0,温、湿度为自然条件。麦红吸浆虫在土中滞育时,以结茧和裸露状态两种形式存在,但不同时期两者的比例随外界环境条件的变化有一定的变化,其中2007年2月25日取样时,结茧幼虫比例由2006年6月26日至12月30日的94%降到75%,3月9日降到不足10%。3月中下旬取样时,98%以上的结茧幼虫破茧为活动幼虫且大部分在4月上中旬化蛹;4月18日以后取样时,部分活动幼虫因环境不适再次结茧进入滞育,故认为3月9日至28日的裸露幼虫为解滞幼虫,4月18日以后的幼虫为二次滞育幼虫,但不排除极少部分一直处于滞育状态。

1.2 酶液制备

将虫体从 -80℃超低温冰箱中取出,蒸馏水冲洗干净,滤纸吸干水分,计数并称重后移入预冷的玻璃匀浆器中,按虫重与体积比加入一定量生理盐水,在冰浴中充分研磨提取,匀浆液置4℃、3 000 rpm 离心10 min,上清液即为酶源。测试时,酶源再用生理盐水稀释成最佳取样浓度(通过预备实验进行摸索)。每处理裸露和结茧幼虫各100头,重复3次。

1.3 酶活力测定

HK 和 ALK 用南京建成生物工程研究所生产的试剂盒测定, Gpase 和 PFK 用 GENMED SCIENTIFICS INC. U.S.A 公司生产的试剂盒测定。

1.3.1 Gpase 活力测定原理:根据 Gpase 催化糖原分解生成的葡萄糖-1-磷酸,在磷酸葡萄糖变位酶和葡萄糖-6-磷酸脱氢酶连续反应系统中,在340 nm 波长处 NADP 还原后吸光度的增加来求其活性。以25℃下每分钟内能够转化1 μmol 糖原和正磷酸至葡萄糖-1-磷酸所需的酶量为一个活力单位。

1.3.2 HK 活力测定原理:应用6-磷酸葡萄糖脱氢酶的偶联反应,在提供足量底物的条件下,在340 nm波长处,通过测定吸光度的增加值来反映 HK 的活性。以37℃下每毫克组织蛋白每分钟生成1 μmol 的 NADPH 所需的酶量为一个酶活力单位。

1.3.3 PFK 活力测定原理:果糖-6-磷酸在 PFK 的

作用下，转化为果糖-1，6-二磷酸产物后，通过醛缩酶、磷酸丙糖异构酶和α-甘油磷酸脱氢酶连续反应系统，根据340 nm波长处NADH氧化后吸光度的降低来求其活性。以25℃下每分钟内能够转化1 μmol果糖-6-磷酸和ATP至果糖-1，6-二磷酸所需的酶量为一个活力单位。

1.3.4 ALK活力测定原理：ALK作用于1，6-二磷酸果糖生成3-磷酸甘油醛（GAP）和磷酸二羟丙酮（DAP），在硫酸肼的作用下，DAP与GAP形成腙；在碱性条件下，DAP与GAP形成游离的二羟丙酮及甘油醛，经过分子重排后形成2，4-二硝基苯肼，在碱性条件下呈紫红色，于540 nm波长比色测定。以37℃下每克组织蛋白每小时转变1 μmol的1，6-二磷酸果糖，生成磷酸二羟丙酮和3-磷酸甘油醛所需的酶量为一个酶活力单位。

1.3.5 具体操作步骤和计算方法：具体操作步骤及计算公式按试剂盒说明进行。

1.3.6 酶蛋白浓度测定：以牛血清蛋白（BSA）为标准蛋白，采用考马斯亮蓝G-250染色法对各酶液的蛋白浓度进行测定（Bradford，1976）。

1.4 数据分析

实验所获数据应用DPS软件进行方差分析和多重比较。

2 结果与分析

2.1 滞育前后及滞育期间4种糖代谢酶活力变化

2.1.1 Gpase：滞育不同时期幼虫Gpase活力存在显著差异，其中麦穗老熟幼虫入土之前较低，为2.09 U，入土进入滞育后显著提高，1个月后裸露幼虫和结茧幼虫分别提高了2.15倍和2.35倍。滞育期间，不同阶段幼虫Gpase活力差异亦显著，其中8月5日和12月30日最高，分别达6.78 U和7.50 U，显著高于其他时间；翌年大部分幼虫滞育解除时未解除滞育的个体和4月中旬二次滞育的裸露幼虫Gpase活力则最低，分别为3.24 U和2.83 U。滞育解除后Gpase活力低于整个滞育期（图1）。说明麦红吸浆虫进入滞育后糖原分解能力显著增强，滞育解除后则减弱；滞育期间，糖原分解能力强弱与外界环境温度和滞育发育有关，即盛夏和严冬较强，滞育解除前和二次进入滞育初期较弱。

2.1.2 HK：HK是糖酵解途径的酶，也是葡萄糖合成海藻糖、糖原的重要酶类（刘惠霞等，1998）。由图2可知，滞育前后和滞育期HK活力存在显著差异，但其变化动态与Gpase相反，即滞育后HK活力显著下降，1个月后裸露幼虫和结茧幼虫分别由滞育前的5.41 U下降到2.59 U和2.22 U；解除滞育后活力升高，其中3月中下旬显著高于整个滞育期。滞育期间，入土后1个月、滞育解除前和二次滞育初期高于其他阶段，其中4月中旬二次滞育的裸露幼虫（2.92 U）显著高于8月结茧幼虫（1.54 U）。说明麦红吸浆虫进入滞育后，通过葡萄糖合成海藻糖的能力极小，且不利于糖酵解的进行；滞育解除后，则有利于葡萄糖转化为糖原和糖酵解的顺利进行。由此可见，滞育期间HK活力变化与滞育发育有关。

2.1.3 ALK：ALK是糖酵解途径的重要酶。由图3可知，与HK一样，滞育前后和滞育期ALK活力差异亦显著，且滞育前和滞育解除后均高于滞育期。滞育期间，入土后1个月、滞育解除前和二次滞育初期高于其他阶段。其中3月上旬大部分幼虫解除滞育时，未解除滞育的结茧幼虫和4月中旬二次滞育的裸露幼虫ALK活力（分别为19.50 U和20.34 U）显著高于11月上旬结茧幼虫（15.35 U）。说明麦红吸浆虫进入滞育后，不利于糖酵解的进行，滞育解除后则相反；滞育过程中ALK活力可能与滞育发育有关。

2.1.4 PFK：PFK是糖酵解途径的关键酶。由图4可知，与HK和ALK一样，滞育前后和滞育期PFK活力差异亦显著，且滞育前和滞育解除后均高于滞育期。滞育期间，PFK活力表现为先缓慢下降，随后处于平稳状态，然后逐渐升高，再显著下降的趋势，即滞育后1个月和解除滞育前高于其他时间，夏季和严冬高于春、秋季。说明麦红吸浆虫进入滞育后不利于糖酵解的进行，滞育解除后则相反；滞育过程中PFK活力可能与滞育发育和环境温度有关。

2.2 不同滞育状态4种糖代谢酶活力比较

麦红吸浆虫在土中以结茧幼虫和裸露幼虫两种形式滞育。一般情况下，以结茧幼虫所占比例大。从图1至图4可以看出，整个滞育期，同时期裸露幼虫和结茧幼虫4种糖代谢酶的活力差异均不显著，但结茧幼虫HK，ALK和PFK 3种糖酵解途径酶的活力总是略低于裸露幼虫，Gpase则相反。说明与裸露幼虫相比，同时期结茧幼虫的呼吸代谢能力略低，但分解糖元的能力略强。

2.3 滞育当年和第2年同一时期幼虫4种糖代谢酶活力比较

对2006年入土，2006年和2007年同一季节采集的幼虫4种糖代谢酶活力分析表明，滞育第2年

幼虫的 HK 和 Gpase 活力均较滞育当年的略低,但第 2 年滞育幼虫与当年滞育幼虫的 ALK 和 PFK 活力变化没有规律性(图 5)。方差分析结果表明,不同滞育年限之间 4 种糖代谢酶的活力均无明显差异,说明同一时期麦红吸浆虫 4 种代谢酶活力高低与滞育年限关系不大。

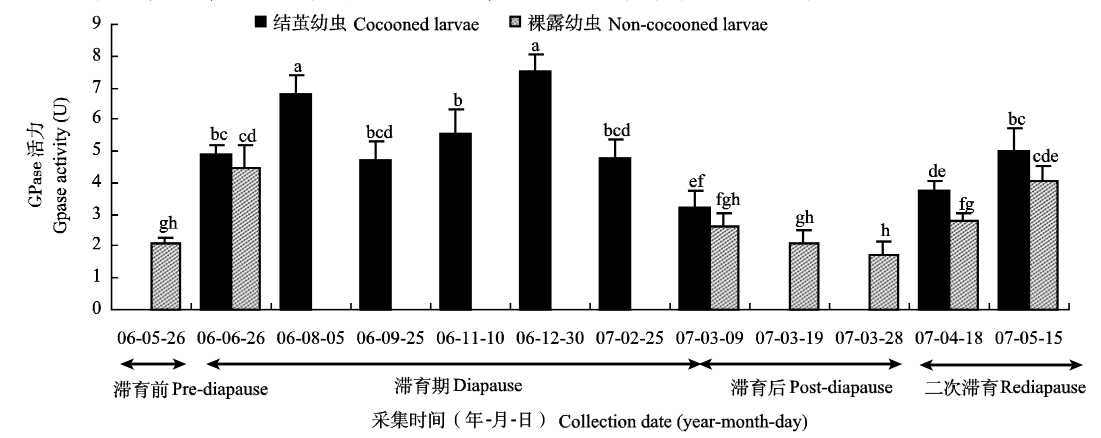


图 1 麦红吸浆虫幼虫滞育前、滞育期及滞育解除后 Gpase 活力变化

Fig. 1 Gpase activity in pre-diapause, diapause and post-diapause larvae of *Sitodiplosis mosellana*

图中数据为平均值 ± 标准误,不同小写字母表示经 Duncan 氏多重比较后差异显著($P < 0.05$);图 2,图 3 和图 4 同。The data in the figure are mean ± *SE*, different lowercase letters show significant difference at the 0.05 level by Duncan's multiple range test. The same for Fig. 2, Fig. 3 and Fig. 4.

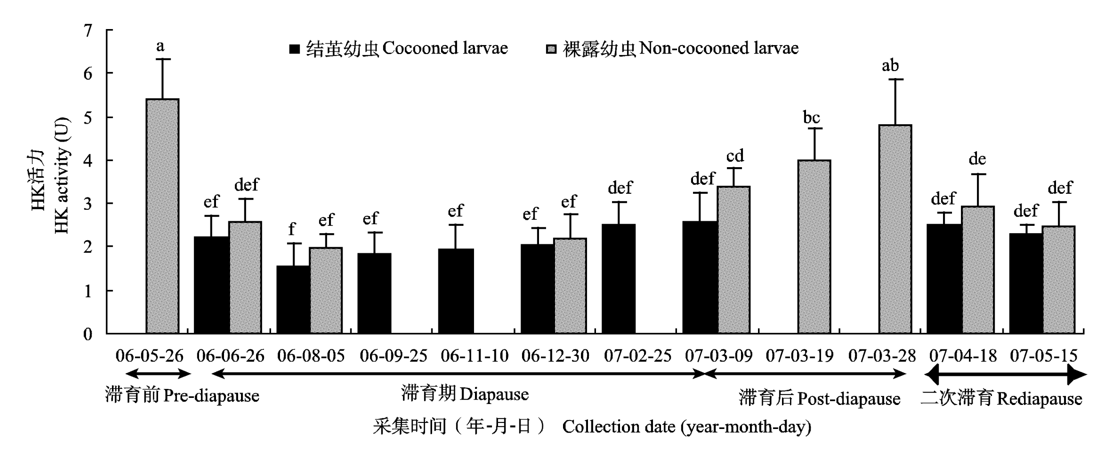


图 2 麦红吸浆虫幼虫滞育前、滞育期及滞育解除后 HK 活力变化

Fig. 2 HK activity in pre-diapause, diapause and post-diapause larvae of *Sitodiplosis mosellana*

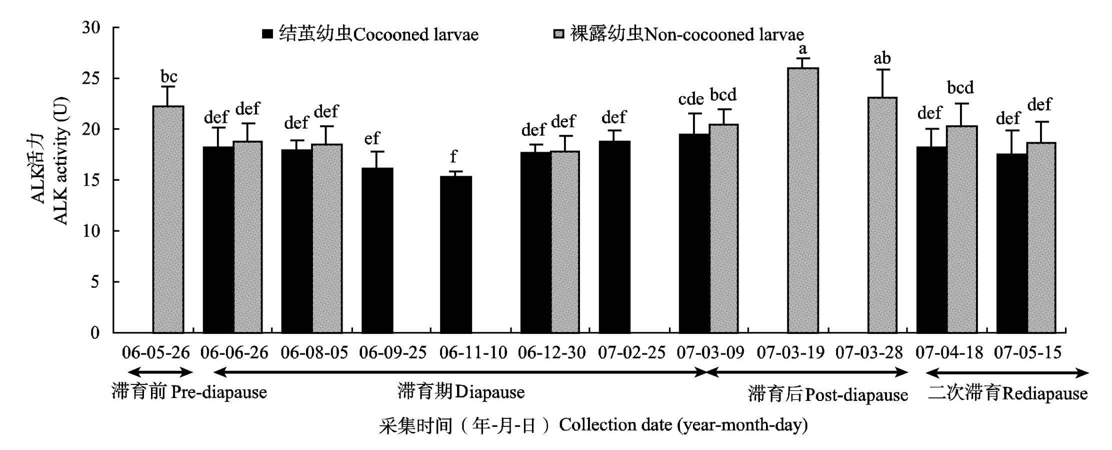


图 3 麦红吸浆虫幼虫滞育前、滞育期及滞育解除后 ALK 活力变化

Fig. 3 ALK activity in pre-diapause, diapause and post-diapause larvae of *Sitodiplosis mosellana*

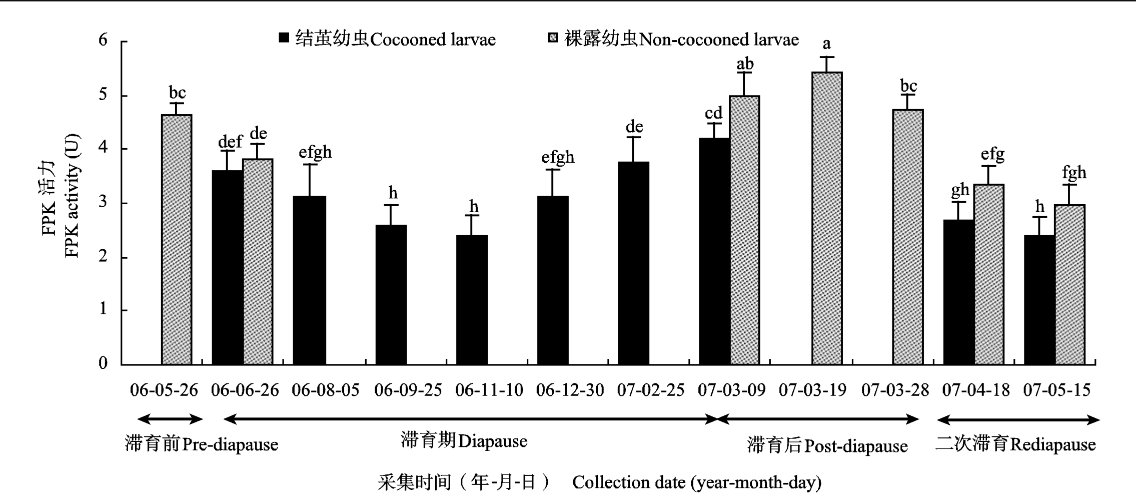


图 4　麦红吸浆虫幼虫滞育前、滞育期及滞育解除后 PFK 活力变化

Fig. 4　PFK activity in pre-diapause, diapause and post-diapause larvae of *Sitodiplosis mosellana*

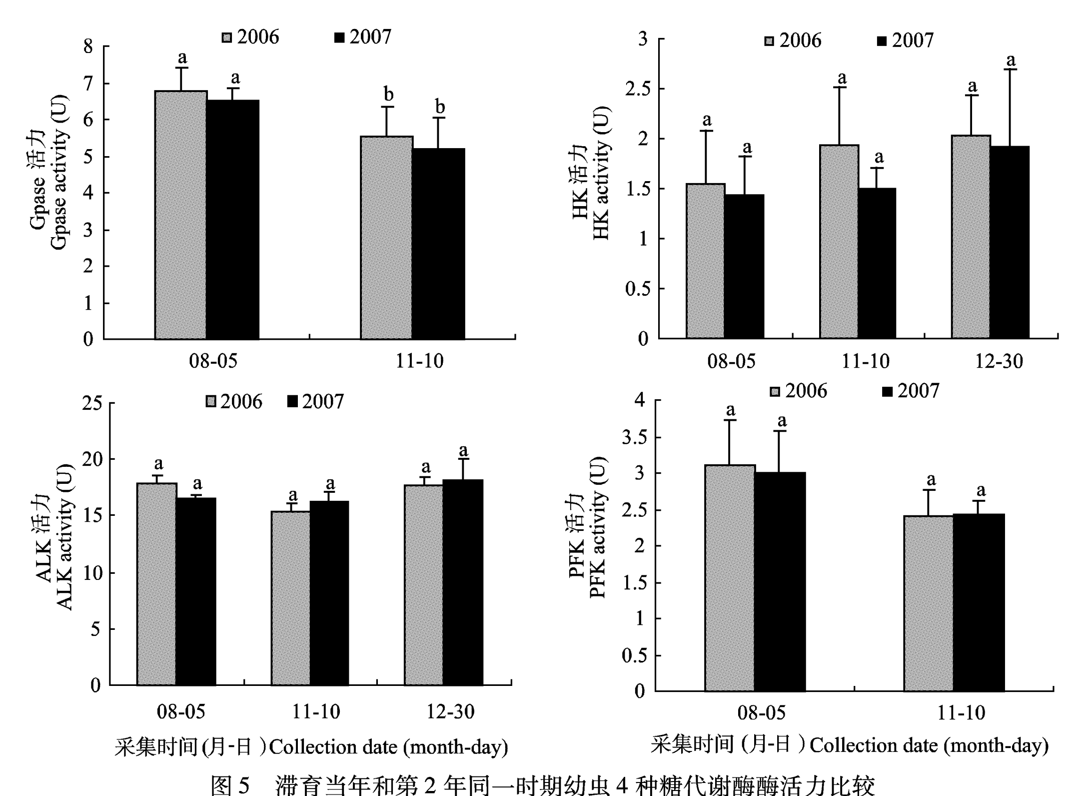


图 5　滞育当年和第 2 年同一时期幼虫 4 种糖代谢酶酶活力比较

Fig. 5　Activity comparison of four sugar metabolic enzymes in *Sitodiplosis mosellana* larvae at the same diapause stage between 1st and 2nd diapause year

图中数据为平均值 ± 标准误，同时期相同字母表示经 Duncan 氏多重比较后差异不显著（$P < 0.05$）。The data in the figure are mean ± *SE*, and the same lowercase letters at the same diapause stage show no significant difference at the 0.05 level by Duncan's multiple range test.

3　讨论

滞育昆虫为了安全地度过不良环境，必须积累某些维持滞育所需的化学物质。研究表明，麦红吸浆虫在滞育期间积累较多的海藻糖，以海藻糖作为主要的储藏物质来度过不良环境（仵均祥等，2004b）。

糖原转化为海藻糖是昆虫体内海藻糖来源的重要途径，这一过程依赖于 Gpase 的存在。本研究结果表明，麦红吸浆虫滞育前后和滞育期 Gpase 活性存在显著差异，滞育前后均低于滞育期。麦红吸浆

虫离穗进入滞育前，所吸食汁液中的碳水化合物除转化为海藻糖以维持正常的血糖浓度外，大量的转化为糖原储存于脂肪体中，此时 Gpase 活性较低。幼虫离穗进入滞育后，Gpase 活性显著提高，有利于合成海藻糖所需要的碳源供给，这与麦红吸浆虫在滞育期海藻糖一直维持较高水平的研究结论相一致（仵均祥等，2004b）；入土滞育期间，夏、冬季明显高于春、秋季，说明海藻糖的合成不仅受滞育的激活，极端的高低温也能增加其合成量。这同麦红吸浆虫冬季海藻糖含量较高及严冬二化螟（Li *et al.*，2002）和一种实蝇 *E. solidaginis*（Joanisse and Storey，1994）Gpase 活性较高以确保抗冻保护性物质甘油和山梨醇积累的结论相一致，但夏季滞育期 Gpase 活性较高究竟起何作用，目前尚不清楚。滞育解除后 Gpase 的活性降低，说明幼虫恢复活动后，需要较多的糖原以满足正常发育所需的能量供给，这与吴大洋等（2002）报道的家蚕滞育解除后糖原再生的结论相一致。

昆虫体内糖原的消耗有两条途径，一是合成海藻糖，二是糖酵解（刘惠霞等，1998）。本研究结果表明，麦红吸浆虫进入滞育后，同其他累积海藻糖（李毅平等，2000）和甘油（Joanisse and Storey，1994）的越冬昆虫一样，HK，ALK 和 PFK 等酶的活力显著下降，糖酵解途径被抑制；此时，Gpase 活性升高，糖原消耗增加，大量的碳源倾向于转化为海藻糖，且海藻糖酶的活性显著下降（王洪亮等，2006），从而保证了海藻糖在昆虫体内的累积（仵均祥等，2004b），使其安全度过滞育期的不良环境；相反，当滞育解除时，HK，ALK 和 PFK 则表现出较高的活力，以维持昆虫生长发育所需的物质和能量供给。滞育过程中，ALK，HK 和 PFK 活力均与滞育发育有关，即滞育初期和解除前夕较高，中期较低，这同多数滞育昆虫呼吸代谢的规律相一致（王满囷等，2001）。

整个滞育期，同时期裸露幼虫和结茧幼虫 ALK，HK 和 PFK 3 种糖代谢酶的活力虽然差异不显著，但裸露幼虫始终略高于结茧幼虫，说明裸露幼虫有较强的呼吸代谢能力，在合适的环境条件下，容易打破滞育，恢复生长发育；在不利的环境条件下，容易受到伤害。这与裸露幼虫和结茧幼虫二者滞育本质一样，只是裸露幼虫滞育程度较浅的结论相一致（张克斌和胡木林，1988；仵均祥等，2003）；也很好地解释了同时期两种滞育状态并存，但结茧幼虫比例远高于裸露幼虫的事实。与上述 3 种酶相反，裸露幼虫 Gpase 活力较结茧幼虫略低，说明其分解糖元转化为海藻糖的能力较差，对不良环境的抵抗力较弱，进一步解释了同时期两种状态并存，结茧幼虫比例远高于裸露幼虫的事实。

综上所述，麦红吸浆虫滞育前后代谢发生了明显的改变，即进入滞育后 Gpase 活性显著增加，糖酵解有关酶 PFK，HK 和 ALD 活性显著降低；滞育解除后则相反，Gpase 活力降低，PFK，HK 和 ALD 活力升高。依靠这种代谢酶活性的调节和化学物质的变化，它们获得了保护自己免受滞育期所遇到的各种伤害，使其种族得以不断繁衍。

参 考 文 献 (References)

Barnes HF，1952. Studies of fluctuations in insect populations. Ⅻ. Further evidence of prolonged larva life in the wheat midges. *Ann. Appl. Biol.*，39 (3)：370–373.

Bradford MM，1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*，72：248–254.

Chen JL，Ni HX，1998. Advance in research on the wheat blossom midge. *Entomological Knowledge*，35(4)：240–243.［陈巨莲，倪汉祥，1998. 小麦吸浆虫的研究进展. 昆虫知识，35(4)：240–243］

Hu ML，Zhang KB，1995. Studies on diapause habits of *Sitodiplosis mosellana* (Gehin). *Entomological Knowledge*，32 (1)：13–16.［胡木林，张克斌，1995. 麦红吸浆虫滞育习性研究. 昆虫知识，32 (1)：13–16］

Joanisse DR，Storey KB，1994. Enzyme activity profiles in an overwintering population of freeze-tolerant larvae of the gall fly，*Eurosta solidaginis*. *J. Comp. Physiol. B*，164：247–255.

Khani A，Moharramipour S，Barzega RM，2007. Cold tolerance and trehalose accumulation in overwintering larvae of the codling moth，*Cydia pomonella* (Lepidoptera：Tortricidae). *Eur. J. Entomol.*，104(3)：385–392.

Li YP，Ding L，Goto M，2002. Seasonal changes in glycerol content and enzyme activities in overwintering larvae of the Shonai ecotype of the rice stem borer，*Chilo suppressal*is Walker. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*，50(2)：53–61.

Li YP，Gong H，Park HY，2000. Profile of enzymic activity in overwintering mature larvae of the pine needle gall midge，*Thecodiplosis japonensis*. *Acta Entomologica Sinica*，43 (3)：227–232.［李毅平，龚和，朴镐用，2000. 松针瘿蚊越冬幼虫体内酶活性的时序变化. 昆虫学报，43 (3)：227–232］

Liu HX，Li XG，Wu WJ，1998. Insect Biochemistry. Shaanxi Science Press，Xi'an. 15–16.［刘慧霞，李新岗，吴文君，1998. 昆虫生物化学. 西安：陕西科学出版社. 15–16］

Niimi T，Yaginuma T，1992. Biosynthesis of NAD-sorbitol dehydrogenase is induced by acclimation at 5℃ in diapause eggs of the silkworm，*Bombyx mori*. *Comp. Biochem. Physiol. B*，102

(1): 169 – 173.

Rojas RR, Charlet LD, Leopold RA, 1994a. Trehalose accumulation in the overwintering larvae of the long-horned sunflower girdler, *Dectes texanus*. *Cryo-Letters*, 15: 394 – 398.

Rojas RR, Charlet LD, Leopold RA, 1994b. Biochemistry and physiology of overwintering in the mature larvae of the sunflower stem weevil, *Cylindrocopturus adspersus* (Coleoptera: Curculionidae) in the northern great plains. *J. Insect Physiol.*, 40: 201 – 205.

Wang HL, Wu JX, Wang BL, 2006. Changes of trehalase and sorbitol dehydrogenase activity in the wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* Gehin during mature and diapause stage. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry*, 34 (8): 139 – 142. [王洪亮,仵均祥,王丙丽,2006. 麦红吸浆虫滞育期间海藻糖酶和山梨醇脱氢酶活性的变化. 西北农林科技大学学报, 34 (8): 139 – 142]

Wang MQ, Li ZZ, 2002. The carbohydrate levels of the fat body and haemolymph in prepupa of sawfly *Chinolyda flagellicornis*. *Journal of Nanjing Forestry University*, 26(2): 21 – 23. [王满囷,李周直, 2002. 鞭角华扁叶蜂预蛹脂肪体和血淋巴中糖类含量动态. 南京林业大学学报, 26(2): 21 – 23]

Wang MQ, Pang H, Li ZZ, 2001. Characteristics of the respiratory metabolism of *Chinolyda flagellicornis* prepupa. *Forest Research*, 14 (6): 616 – 620. [王满囷,庞辉,李周直,2001. 鞭角华扁叶蜂预蛹呼吸代谢的特点. 林业科学研究, 14 (6): 616 – 620]

Wu DY, Xiang ZH, Furusawa T, 2002. Influence of synthetic diapause hormone on carbohydrate metabolism in silkworm eggs. *Science of Sericulture*, 28 (2): 99 – 103. [吴大洋,向仲怀,古泽寿治, 2002. 合成滞育激素对家蚕卵碳水化合物代谢的影响. 蚕业科学, 28 (2): 99 – 103]

Wu JX, Yuan F, Li YP, 2003. Studies on both larval status and nucleic acid contents of the wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana* (Gehin). *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry*, 31 (6): 49 – 53. [仵均祥,袁锋,李怡萍,2003. 麦红吸浆虫幼虫滞育状态及其核酸含量变化研究. 西北农林科技大学学报, 31 (6): 49 – 53]

Wu JX, Li CQ, Li YP, Cheng WN, 2004a. Advances in research on diapause of the orange wheat midges. *Entomological Knowledge*, 41 (6): 499 – 503. [仵均祥,李长青,李怡萍,成卫宁,2004a. 小麦吸浆虫滞育研究进展. 昆虫知识, 41 (6): 499 – 503]

Wu JX, Yuan F, Su L, 2004b. Change of carbohydrate contents in larvae of the wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Gehin) during mature and diapause stage. *Acta Entomologica Sinica*, 47 (2): 178 – 183. [仵均祥,袁锋,苏丽,2004b. 麦红吸浆虫幼虫滞育期间糖类物质变化. 昆虫学报, 47 (2): 178 – 183]

Yaginuma T, Yamashita O, 1979. NAD-dependent sorbitol dehydrogenase activity in relation to the termination of diapause in eggs of *Bombyx mori*. *Insect Biochem.*, 9: 547 – 553.

Zhang KB, Hu ML, 1988. Seasonal variation of respiratory metabolism of diapause larvae of orange wheat blossom midge. *Journal of Northwest Agricultural University*, 16 (Suppl.): 30 – 34. [张克斌,胡木林, 1988. 麦红吸浆虫滞育幼虫呼吸代谢的季节变化. 西北农业大学学报, 16 (增刊): 30 – 34]

(责任编辑:邓艳)